



Nous ne sommes que les derniers héritiers d'une très longue lignée d'animaux intensément sociables, dépendant les uns des autres et nouant entre eux toutes sortes de liens.

Frans de Waal

Les fourmis, en froid avec Darwin ?

Les sociétés d'insectes ont été perçues comme un sérieux accroc à la théorie de l'évolution par sélection naturelle. En effet, les individus stériles y font preuve d'un altruisme qui contredit la recherche individuelle d'une reproduction personnelle. Comment lever cette contradiction ?

Michel Chapuisat

est enseignant-chercheur
au département d'écologie
et évolution de l'université
de Lausanne, en Suisse.

Michel.Chapuisat@unil.ch

Laurent Keller

est professeur d'écologie évolutive
et directeur du même département.

Alerte chez les termites ! Un insecte prédateur menace l'entrée de la colonie. Immédiatement, un termite se dirige vers l'intrus. Arrivé à proximité, il contracte violemment son abdomen qui explose en projetant en tous sens un liquide jaune, visqueux et toxique. Ce liquide se coagule au contact de l'air, emprisonnant à la fois l'insecte ennemi et les restes du termite kamikaze. Le sacrifice de sa vie est sans aucun doute l'exemple ultime

de l'altruisme. Et c'est dans les sociétés d'insectes que ce type de comportement est le plus fréquent. Toutes les sociétés de termites et de fourmis ainsi que celles de certaines espèces d'abeilles et de guêpes sont caractérisées par une division du travail. Certains individus – les reines et les mâles – sont spécialisés dans la reproduction, alors que d'autres – les ouvrières et les ouvriers – sont en général stériles et ne se reproduisent pas. Les ouvrières et ouvriers prennent en charge



CHEZ CES FOURMIS VERTES (*Decophylla smaragdina*), en train de réparer un nid, règnent la division du travail et la coopération qui caractérisent toutes les sociétés d'insectes sociaux. © ANT PHOTO LIBRARY/SUNSET

les autres tâches, qui incluent la construction du nid, la récolte de la nourriture, l'élevage des jeunes et la défense de la colonie. Le terme d'« eusocialité » désigne ces sociétés qui comprennent un recouvrement de générations, des soins coopératifs au couvain, et surtout de l'« altruisme reproductif », c'est-à-dire une répartition inégale de la reproduction entre les membres de la société.

Une caractéristique notable des insectes sociaux est leur succès écologique. Ils occupent la plupart des terres émergées et presque tous les types de milieux terrestres, du Sahara à la Sibérie. Bien que les insectes sociaux ne représentent qu'un relativement faible pourcentage d'espèces, ils constituent environ 15 % de la biomasse animale terrestre. Il n'est donc pas étonnant que, dans la majorité des

écosystèmes, les insectes sociaux jouent un rôle primordial comme prédateurs, décomposeurs, brasseurs de terre ou pollinisateurs. Pourtant, ce succès écologique et évolutif est basé sur un mode d'organisation qui, à première vue, contredit les bases mêmes de la théo-

Les insectes sociaux occupent presque tous les types de milieux, du Sahara à la Sibérie

rie de l'évolution par sélection naturelle. Cette dernière postule que les individus les mieux adaptés laissent davantage de descendants. Ainsi, la fréquence des gènes favorables à la survie et à la repro-

duction d'un individu va augmenter dans une population, ce qui, génération après génération, fait évoluer les êtres vivants vers des formes complexes et bien adaptées à leur environnement. Or, les ouvrières et les ouvriers des insectes sociaux sont programmés pour être stériles. Ils ont une morphologie et une physiologie particulières qui les empêchent de se reproduire. Comment de telles caractéristiques, qui interdisent aux individus de transmettre des copies de leurs gènes à leurs descendants, peuvent-elles apparaître et se maintenir au cours de l'évolution ? ▷



[1] W. D. Hamilton, *Am. Nat.*, 97, 354, 1963 ; W. D. Hamilton, *J. Theor. Biol.*, 7, 1, 1964.

[2] L. Keller (ed.), *Queen number and Sociality in Insects*, Oxford University Press, 1993 ; P. Langer et al., *Nature*, 428, 844, 2004.

[3] R. L. Trivers et H. Hare, *Science*, 191, 249, 1976.

► Ce problème fondamental de la biologie de l'évolution n'avait pas échappé à Darwin. Dans *De l'origine des espèces*, il notait que les fourmis ouvrières constituent « une difficulté particulière qui, au premier abord, [lui] parut insurmontable et réellement fatale à l'ensemble de [sa] théorie ». Bien que les mécanismes de l'hérédité fussent inconnus à l'époque, Darwin ébaucha une solution à ce paradoxe en proposant que la sélection s'applique à la famille aussi bien qu'à l'individu.

Sélection de parentèle

Cette solution élégante au paradoxe de la stérilité des ouvrières a été formulée dans un cadre génétique par le biologiste William D. Hamilton en 1963 et 1964 [1]. Le principe de base, connu sous le nom de sélection de parentèle (*kin selection*), stipule que des individus peuvent transmettre des copies de leurs propres gènes non seulement en se reproduisant, mais aussi en favorisant la repro-

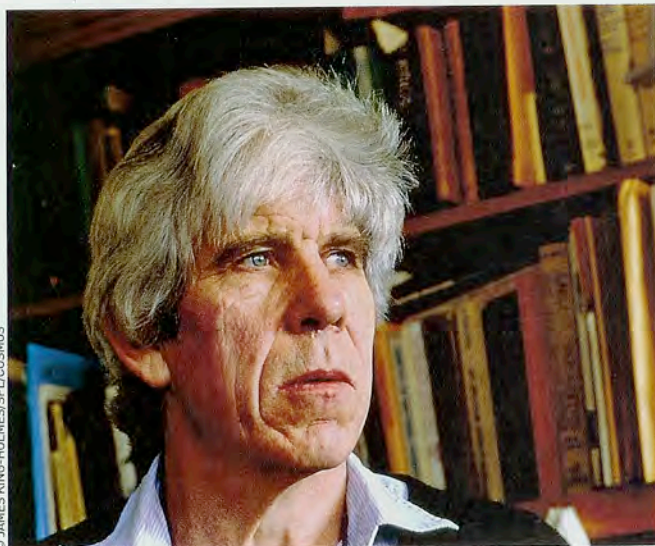
duction d'individus apparentés, par exemple des sœurs, des frères ou des cousins. En effet, des proches parents partagent des copies de gènes identiques, héritées de leurs ancêtres communs, exactement de la même manière qu'un enfant possède des copies de gènes de son père et de sa mère. Une ouvrière stérile qui aide sa mère à produire de nombreux frères et sœurs fertiles (les mâles et les futures reines) a donc trouvé un moyen de transmettre des copies de ses gènes à la génération suivante ! La formalisation mathématique de cette idée est donnée par la « règle de Hamilton », qui examine dans quelles conditions un comportement altruiste est favorisé par la sélection de parentèle (lire « La règle de Hamilton », ci-dessous).

Les liens de parenté entre les membres d'une colonie d'insectes vont donc permettre l'évolution de l'altruisme reproductif dans ces sociétés. Toutefois, des études récentes ont montré que ces mêmes structures

de parenté peuvent aussi générer des conflits entre les membres de la colonie et que l'organisation sociale des insectes résulte finalement d'un équilibre subtil entre coopération et conflits.

En effet, les individus formant une société ne sont pas génétiquement homogènes, contrairement aux cellules d'un organisme. Lorsque les membres d'une colonie ont des intérêts génétiques partiellement divergents, chaque individu peut chercher à pousser ses gènes en avant, et cela parfois au détriment de ses associés. Ces conflits sont de nature diverse et dépendent directement de la structure de parenté de la colonie. Ainsi, si plusieurs reines cohabitent dans un nid, elles peuvent entrer en conflit quant à leur contribution relative à la reproduction [2]. Un autre type de conflit oppose la reine et les ouvrières quant à la proportion optimale de femelles et de mâles que la colonie devrait produire [3]. (Suite page 61.) ►

LA RÈGLE DE HAMILTON



© JAMES KING-HOLMES/SPR/COSMOS

LE BIOLOGISTE WILLIAM D. HAMILTON a proposé dans les années 1960 l'unique théorie pour expliquer l'évolution d'individus stériles : la « sélection de parentèle » stipule que des individus peuvent transmettre des copies de leurs gènes en favorisant la reproduction d'individus apparentés.

Le nombre de gènes identiques aux siens qu'un individu altruiste pourra transmettre indirectement en aidant un individu apparenté dépend du degré de parenté entre les individus, donc de la proportion de gènes qu'ils ont en commun. Deux autres facteurs vont déterminer si un acte altruiste va être favorisé par la sélection de parentèle. Ce sont le bénéfice que l'acte altruiste procure à l'individu qui en profite et le coût subi par l'individu qui réalise l'acte altruiste.

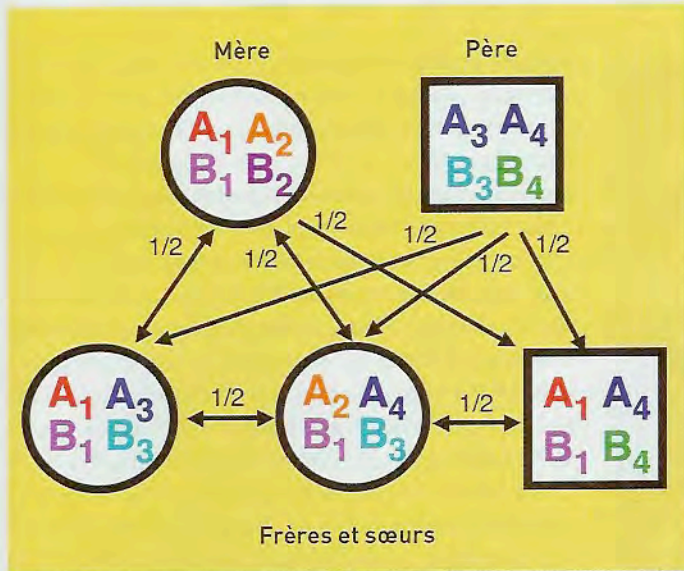
Les bénéfices et les coûts sont mesurés en nombre de descendants, qui est l'unité de base ayant cours en biologie de l'évolution. Si le degré de parenté entre deux individus est r , le coût de l'acte altruiste c et le bénéfice pour l'individu qui en profite b , alors l'acte altruiste sera favorisé lorsque $rb - c > 0$.

Cette relation, connue sous le nom de règle de Hamilton, est satisfaite lorsque davantage de copies de gènes de l'individu altruiste sont transmises indirectement (rb) que ne le permettrait une reproduction directe (c).

Le degré de parenté génétique r correspond à la proportion de gènes identiques par descendance entre deux individus, par rapport à celle de deux individus pris au hasard dans la population. Deux gènes sont identiques par descendance s'ils sont des copies issues du même gène d'un ancêtre proche.



■ HÉRÉDITÉ DIPLO-DIPLOÏDE...



Dans ces figures, les lettres indiquent des gènes ou d'autres segments d'ADN particuliers (*loci*) et les numéros représentent les allèles – variants génétiques – de ces *loci*. Les lettres de même couleur sont donc des gènes identiques. Seuls deux gènes (A et B) sont représentés, mais les individus en possèdent des milliers. Le degré de parenté entre deux individus correspond à la proportion de gènes identiques par descendance, qui est illustrée par la proportion de lettres de couleur identique.

La plupart des espèces animales sont diplo-diploïdes, c'est-à-dire que chaque sexe possède deux lots de chromosomes. Lors de la reproduction sexuée, chaque parent transmet exactement la moitié de ses gènes à sa progéniture par l'entremise des spermatozoïdes ou des ovules. Le degré de parenté entre parents et enfants est donc de 1/2. Des frères et sœurs reçoivent, en moyenne, 1/4 de gènes identiques par descendance de chacun de leurs parents. Le degré de parenté entre frères et sœurs est donc également de 1/2.

...HÉRÉDITÉ HAPLO-DIPLOÏDE

Hormis les termites, les grands groupes d'insectes sociaux sont des espèces haplo-diploïdes : chez les guêpes, les abeilles et les fourmis, la reine ne s'accouple qu'une fois dans sa vie, conserve le sperme et fertilise juste avant la ponte les ovules qu'elle produit. Les ovules fertilisés deviennent les femelles, les ovules non fertilisés les mâles, et les mâles ne possèdent de ce fait qu'un seul lot de chromosomes. Ils transmettent donc l'ensemble de leurs gènes à leurs filles et ils n'engendrent jamais de fils. Les mâles n'ont ainsi pas de père !

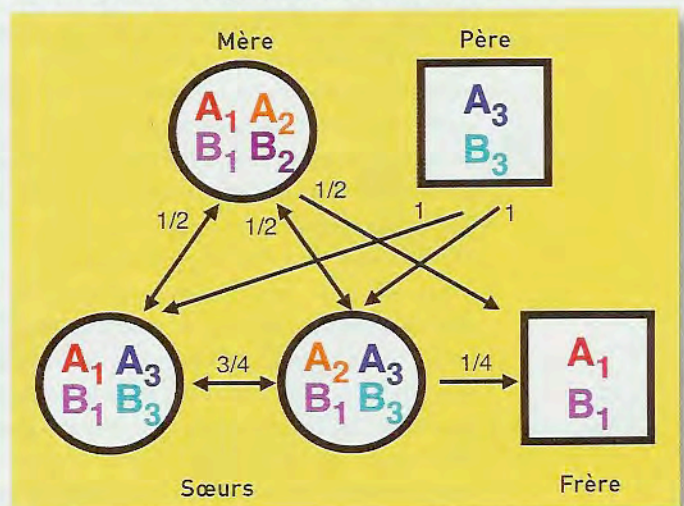
Cette particularité génétique provoque des asymétries dans les degrés de parenté, une femelle étant trois fois plus apparentée à une sœur qu'à un frère.

L'haplo-diploïdie pourrait donc avoir favorisé l'apparition de l'eusocialité, si, à l'origine, les premiers individus à ne pas s'être reproduits eux-mêmes avaient élevé préférentiellement des sœurs plutôt que des frères. En effet une femelle est plus apparentée à ses sœurs (3/4) qu'à ses propres petits (1/2).

Pour cette raison, le rôle de l'haplo-diploïdie a longtemps été considéré comme essentiel dans l'évolution de l'eusocialité. Toutefois, cette hypothèse n'a pas très bien vieilli. Les chercheurs ont réalisé que ce que les ouvrières gagnent en élevant des sœurs plus apparentées, elles le perdent en élevant des frères moins apparentés. Par exemple, si dans toutes les colonies les ouvrières élèvent plus de sœurs que de frères, les mâles auront un succès reproducteur plus élevé, puisqu'ils sont moins fréquents. En fin

de compte, le bénéfice obtenu en élevant des sœurs plus apparentées est exactement compensé par le plus grand succès reproducteur des frères moins apparentés. L'haplo-diploïdie ne procure dès lors pas de bénéfice particulier pour les ouvrières et ne peut à elle seule expliquer le maintien de l'eusocialité.

Toutefois, il est important de bien différencier la théorie générale de la sélection de parentèle du cas particulier de l'haplo-diploïdie : en effet, la sélection de parentèle ne nécessite pas de degrés de parenté particulièrement grands et peut très bien fonctionner avec une parenté moyenne égale ou inférieure à 1/2.



- [4] L. Keller, *Trends Ecol. Evol.*, 10, 355, 1995;
M. Chapuisat et al., *Evolution*, 58, 1064, 2004.
[5] P. Christie et al., *Ecol. Lett.*, 6, 19, 2003.
[6] E. O. Wilson, *The Insect Societies*, Harvard University Press, 1971.
[7] S. Aron et L. Passera, *Les Sociétés animales*, De Boeck, 2000.
[8] J. Komdeur, *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270, 3, 2003.
[9] L. Sundström et al., *Science*, 274, 993, 1996.
[10] L. Passera, et al. *Science*, 293, 1308, 2001; H. Rosset et M. Chapuisat, *Curr. Biol.*, 16, 328, 2006.
[11] R. E. Stark, *Ethology*, 91, 301, 1992.

■ DES CONFLITS ENTRE REINES ET OUVRIÈRES



© LESKIECONTINENT.NET (DAVID BUCHSI)

CHEZ UNE MAJORITÉ DE FOURMIS, les reines sont spécialisées dans la reproduction tandis que les ouvrières s'occupent des autres tâches. Ayant de grandes différences morphologiques, reine et ouvrières sont en conflit quant à la proportion optimale de femelles et de mâles que la colonie devrait produire.

D'après la théorie de la sélection de parentèle, la valeur des descendants fertiles d'une colonie est proportionnelle à leur degré de parenté avec les autres membres de la société. En effet, ce degré de parenté mesure la proportion de copies de gènes des autres membres de la société que les individus fertiles vont transmettre à la génération suivante s'ils se reproduisent (lire « La règle de Hamilton », p. 58).

Ainsi, puisque chez les fourmis, les guêpes et les abeilles, les ouvrières sont trois fois plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs frères, elles devraient chercher à produire plus de femelles que de mâles. En revanche, la reine est également apparentée à ses fils et à ses filles. Elle transmettra donc davantage de copies de ses gènes si la colonie produit un

nombre égal de mâles et de femelles. La reine et les ouvrières entrent donc en conflit potentiel quant à la proportion de mâles et de femelles que la colonie devrait produire.

Nos études ont bien montré l'existence d'un tel conflit. Dans certains cas, les ouvrières influencent la proportion de mâles et de femelles à leur avantage. Par exemple, nous avons étudié une population de fourmis où chaque nid ne contient qu'une reine, qui a été fécondée soit par un seul mâle, soit par plusieurs mâles [9]. Lorsque la reine s'est accouplée une seule fois, les ouvrières sont trois fois plus apparentées à leurs sœurs qu'à leurs frères, et le conflit entre reine et ouvrières est donc important puisque les ouvrières devraient chercher à produire trois fois plus de femelles que de mâles. En revanche, si la reine a été fécondée par plusieurs mâles, la colonie contient des sœurs et des demi-sœurs, ce qui diminue le degré de parenté entre femelles. La parenté entre les ouvrières et leurs frères reste, quant à elle, constante. Théoriquement, le conflit entre reines et ouvrières est donc plus faible, voire inexistant, dans les nids où la reine s'est accouplée plusieurs fois, car les mâles ont une plus grande valeur relative pour les ouvrières dans ces nids que dans les autres nids de la population.

En accord avec cette prédiction, nous avons observé que les ouvrières manipulent la proportion de mâles et de femelles produits en éliminant leurs frères lorsque l'asymétrie de parenté est la plus élevée, donc dans les nids où la reine s'est accouplée une fois. En revanche, les mâles sont épargnés dans les nids où la valeur relative des mâles pour les ouvrières est plus élevée, c'est-à-dire quand la reine a été fécondée par plusieurs mâles. Les ouvrières sont donc parfois capables de biaiser en leur faveur l'investissement de la colonie en mâles et femelles, aux dépens des intérêts de la reine [9].

Ce contrôle par les ouvrières n'est toutefois pas universel. Nous avons récemment démontré que, dans certains cas, les reines peuvent fortement influencer le sexe de leur descendance en ne fournissant que des œufs non fécondés dans une partie des fourmilières, ce qui force les ouvrières à élever des mâles [10]. Dans cette lutte interne, tous les moyens sont bons pour favoriser la propagation de ses propres gènes !

Les conflits au sein de la colonie sont bien réels. Ils se manifestent de manière conditionnelle selon les structures de parenté et les possibilités de manipulation de chacun, comme le prédit la sélection de parentèle.



▷ (Suite de la page 59.) Paradoxalement, la manifestation de ces conflits constitue une démonstration élégante de la validité de la sélection de parentèle (lire « Des conflits entre reines et ouvrières », p. 60). Et, par là même, un principe à la base des mécanismes de l'évolution darwinienne est mis en évidence, à savoir que les êtres vivants sont adaptés pour maximaliser la transmission de copies de leurs propres gènes à la génération suivante.

Sacrifier sa reproduction

Il est important de souligner que la sélection de parentèle est actuellement l'unique théorie permettant d'expliquer l'évolution d'individus stériles. Les membres d'un groupe social doivent être apparentés pour permettre l'évolution d'individus qui sacrifient leur reproduction afin de favoriser celle

d'autres membres de leur société. Chez les espèces eusociales, les individus qui coopèrent sont issus de groupes familiaux plus ou moins fermés et ils sont donc en général apparentés.

Toutefois, le degré de parenté diminue lorsque la reine s'accouple avec plusieurs mâles, lorsque plusieurs reines cohabitent dans un nid ou lorsque plusieurs nids échangent des individus et forment qu'une société. Or, de tels phénomènes ne sont pas rares, en particulier chez certaines espèces de fourmis [4]. Il est possible qu'une plus grande diversité génétique dans la colonie amène certains avantages en permettant, par exemple, une meilleure division du travail ou une résistance aux parasites plus importante.

Quoi qu'il en soit, et contrairement à une idée répandue parmi



© ANNE ET JACQUES SIX

LES ABEILLES se mettent à plusieurs pour maintenir l'intérieur de leur ruche à une température proche de 35° C en la ventilant avec leurs ailes.

certaines scientifiques, le degré de parenté ne doit pas être particulièrement élevé pour que la sélection de parentèle puisse opérer, il suffit qu'il soit plus grand que zéro. ▷

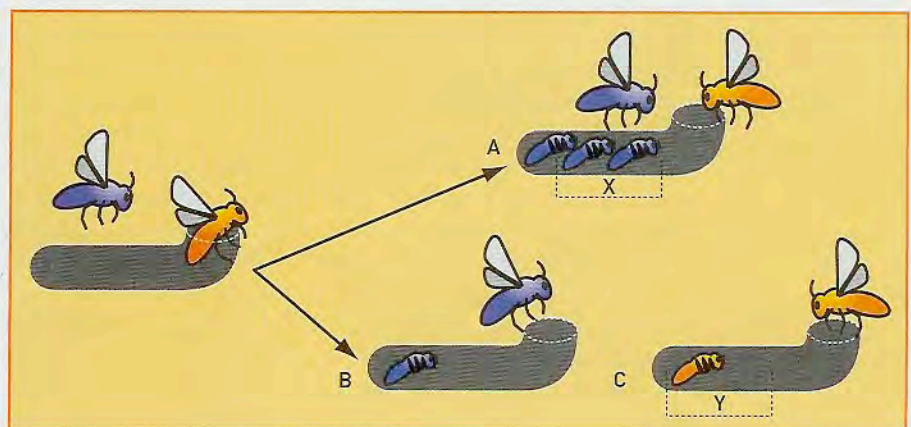
COÛTS ET BÉNÉFICES LIÉS À LA SOCIALITÉ

L'abeille charpentière peut nicher seule ou par paire dans des galeries qu'elle creuse dans le bois. Le fait d'être facultativement sociale permet de calculer les bénéfices et les coûts liés à la socialité, en comparant le succès de femelles nichant seules ou par paires. Dans cette figure hypothétique, mais inspirée d'une étude réelle [11], la jeune abeille qui émerge du nid (en jaune, à gauche) doit faire un choix. Elle peut rester auprès de sa mère et renoncer à sa propre reproduction (A). Dans ce cas, la présence de la fille ouvrière permet à la mère d'élever X descendants de plus que la même mère qui serait seule (en bleu, B). Ces frères et sœurs ont un degré de parenté moyen de 1/2 avec leur sœur ouvrière. Alternativement, la jeune abeille peut abandonner sa mère et fonder son propre nid (C). Dans ce cas, elle élèvera Y descendants directs, qui ont aussi un degré de parenté de 1/2 avec elle. La différence entre X et Y mesure donc le succès relatif de la vie sociale par

rapport à la vie solitaire, du point de vue de la jeune abeille qui émerge du nid. Cette différence dépend de nombreux facteurs écologiques, tels que la difficulté à trouver un site pour y créer un nid (ce qui fait diminuer Y) ou les avantages procurés par la coopération pour défendre le nid contre des usurpateurs (ce qui fait augmenter X).

Dans le cas réel étudié, il s'est avéré que

la vie sociale était la meilleure option pour les jeunes abeilles durant la première année de l'étude. En effet, X était supérieur à Y, principalement parce que les abeilles nichant seules ont souffert d'un taux élevé d'usurpation de leur nid cette année-là. En revanche, la situation était inversée l'année suivante, car la fréquence des cas d'usurpation parmi les abeilles solitaires fut plus réduite [11].





LES RATS-TAUPES sont un exemple d'espèce eusociale découverte récemment chez les mammifères. Ils forment des sociétés qui peuvent contenir jusqu'à cent individus. Parmi eux, une seule femelle est chargée de la reproduction. © FLPA/SUNSET

► En effet, la théorie de la sélection de parentèle combine le degré de parenté avec les coûts et bénéfices liés à la socialité (lire « La règle de Hamilton », p. 58 et « Coûts et bénéfices liés à la socialité », p. 61). Même lorsque deux individus sont peu apparentés, un acte altruiste peut être favorisé par la sélection de parentèle s'il procure un bénéfice important à l'individu recevant l'aide et s'il entraîne un coût modéré pour l'individu altruiste.

Partage du travail

La vie en société procure de nombreux avantages. Lorsque plusieurs individus coopèrent, les bénéfices se combinent souvent de manière non linéaire. Par exemple, deux individus qui travaillent ensemble pourront souvent élever un plus grand nombre de descendants que s'ils sont isolés. De plus, l'eusocialité est liée à un partage du travail qui permet aux différents individus de se spécialiser, ce qui les rend plus efficaces. Souvent, la reine ne fait que pondre et elle se transforme en une véritable usine productrice d'œufs. D'autres individus deviennent des ouvrières spécialisées dans certaines tâches spécifiques. Par exemple,

les individus chargés de la défense de la colonie peuvent présenter de fortes modifications morphologiques adaptées à leur fonction, comme une tête énorme portant des mandibules redoutables.

La coopération permet également d'accomplir des tâches hors de portée d'individus isolés, que ce soit dans le cadre de la construction du nid ou de la recherche de nourriture. Ainsi, les insectes sociaux sont capables de modifier ou de stabiliser l'environnement à leur

La coopération permet d'accomplir des tâches hors de portée d'individus isolés

avantage. Par exemple, les abeilles maintiennent l'intérieur de leur ruche à une température proche de 35° C. La vie en société peut aussi permettre de mieux lutter contre les parasites. Les fourmis des bois incorporent, notamment, des boulettes de résine dans leurs nids afin de limiter le développement de bactéries et de champignons [5]. Enfin, la vie en groupe permet de mieux résister aux prédateurs et à la compétition intraspécifique. Dans

une splendide métaphore qui illustre bien les bénéfices liés à la vie en société, le grand spécialiste des fourmis Edward O. Wilson compare une colonie d'insectes sociaux à « une usine construite à l'intérieur d'une forteresse » [6].

On a longtemps cru que l'eusocialité n'était apparue que chez les termites, les fourmis, les abeilles et les guêpes. Toutefois, des espèces eusociales ont été découvertes parmi les pucerons, les coléoptères et les thysanoptères* [7]. De plus, l'eusocialité n'est plus l'apanage des insectes, puisqu'elle a également été observée chez des mammifères et des crustacés. Deux espèces de rats-taupes, des mammifères fouisseurs africains, forment des sociétés qui peuvent contenir jusqu'à cent individus parmi lesquels une seule femelle se reproduit. De même, une unique femelle se reproduit au sein de colonies de crevettes comptant parfois plus de trois cents individus installés dans une éponge.

Les espèces eusociales présentent certaines caractéristiques communes, ce qui permet de mettre en évidence des éléments comportementaux et écologiques qui favorisent l'apparition de l'eusocialité. Par exemple, la vie dans un nid fixe met en contact les membres de générations différentes. C'est certainement une condition importante qui va faciliter l'apparition de la coopération et l'évo-

lution vers l'eusocialité. De même, la présence d'armes efficaces, telles que l'aiguillon des abeilles, des guêpes et de la plupart des fourmis, peut favoriser l'évolution de la vie en société, car les richesses de la colonie doivent être protégées contre les prédateurs et les parasites.

L'évolution des sociétés animales doit se comprendre dans un cadre général combinant des éléments génétiques, écologi-

*Les thysanoptères, ou thrips, constituent un ordre comptant environ 3000 espèces d'insectes. Ils sont minuscules et ils sont en général dotés de deux paires d'ailes étroites bordées de franges.



ques et comportementaux. Ces divers facteurs vont déterminer l'évolution d'une coopération plus ou moins poussée entre individus, tant chez les invertébrés que chez les vertébrés. Ainsi, les espèces eusociales représentent le point extrême d'un gradient de coopération qui, à l'autre extrême, comprend les espèces strictement solitaires. Entre ces deux pôles, il existe de nombreuses espèces chez qui l'altruisme reproductif est seulement facultatif ou temporaire (lire « Coûts et bénéfices liés à la socialité », p. 61). Chez certains insectes, oiseaux et mammifères, les jeunes restent un certain temps avec leurs parents pour les aider. Par exemple, les jeunes adultes de la rousserolle des Seychelles, un oiseau, aident fréquemment leurs

parents à élever la nichée suivante, alors qu'ils seraient eux-mêmes en état de se reproduire. Des expériences ont montré que ces jeunes adultes abandonnent leurs parents dès qu'un territoire de bonne qualité se libère dans le voisinage [81]. Dans ce cas, le niveau d'altruisme des jeunes dépend donc des possibilités de nidification qui leur sont offertes dans l'environnement. Il est maintenant clair que, tant chez les invertébrés que chez les vertébrés, l'évolution de l'altruisme reproductif est influencée à la fois par des facteurs écologiques et génétiques. Malheureusement, les recherches sur l'évolution sociale n'ont souvent porté que sur le rôle d'un seul type de facteur, écologique ou génétique, et se sont limitées à un groupe

taxonomique. Traditionnellement, l'étude des facteurs génétiques a prédominé dans les recherches sur les insectes, alors que les études chez les vertébrés ont mis l'accent sur le rôle des facteurs environnementaux. Une combinaison de ces deux approches ainsi qu'une comparaison des divers groupes d'animaux eusociaux devraient permettre de progresser dans la compréhension des mécanismes qui gouvernent l'évolution des sociétés animales. ■ M.C. et L.K.

POUR EN SAVOIR PLUS

▷ L. Passera et S. Aron, *Les Fourmis : comportement, organisation sociale et évolution*, Les Presses scientifiques du CNR, 2005.

▷ L. Keller et E. Gordon, *La Vie des fourmis*, Odile Jacob, 2006.

→ Cet article est la version revue et mise à jour par ses auteurs du texte paru dans le n° 296 de La Recherche.

L'homme, la vache et la LPH

Depuis au moins dix mille ans, l'homme élève des vaches, notamment pour en boire le lait. Comment ont-ils mutuellement influencé leurs génomes ?

“ Bébés, nous digérons le lait maternel en produisant une enzyme appelée lactase phorizine hydrolase (LPH). Dans la majeure partie de la population, l'activité de cette enzyme disparaît avec l'âge. Mais elle persiste souvent dans les sociétés basées sur l'élevage et le lait, où le sucre qu'il contient, c'est-à-dire le lactose, est alors toléré par les adultes. En 2002, des Finlandais ont montré que cette tolérance pouvait s'expliquer par une mutation du gène de la LPH très répandue en Europe du Nord, et peu fréquente dans les pays du Sud ou d'Asie. Une équipe américaine [1] vient de mettre en évidence l'implication de trois autres mutations du même gène, chez des tribus de bergers d'Afrique de l'Est. Toutes ces mutations témoignent d'une forte pression de sélection pour digérer le lait, excellente source de protéines et de sucres. Les bovins domestiqués en Europe puis en Afrique ont ainsi poussé l'homme à évoluer. Mais

l'inverse est peut-être vrai ! Nous avons montré en 2003 que la diversité génétique des protéines du lait est plus forte dans les régions où la tolérance au lactose est fréquente [2]. Deux explications ont été avancées. En élevant de gros troupeaux pour avoir plus de lait, les hommes ont pu favoriser le maintien de mutations bovines apparues au hasard et, donc, la diversité génétique. Mais l'existence d'un tel polymorphisme génétique peut aussi venir de croisements avec les ancêtres de la vache – les aurochs, éteints en Pologne au cours du XVII^e siècle. Et, dans ce cas, l'homme n'y serait pour rien. Pour y voir plus clair, nous venons de lancer une étude sur le lait des vaches d'Afrique de l'Est, une région qui n'a jamais été fréquentée par les aurochs. ”

ALBANO BEJA-PEREIRA
est en post-doc au centre de recherche
sur la biodiversité et les ressources génétiques
de l'université de Porto, au Portugal.

[1] S. A. Tishkoff et al., *Nat. Genet.* 39, 31, 2007.

[2] A. Beja-Pereira et al., *Nat. Genet.* 35, 311, 2003.